降水、氮沉降对尖喙牻牛儿苗隔代生理可塑性的影响

沙 涛[1,2,3]， 张玲卫[4]， 刘会良[2,3,5,6]， 张 岚[2,3,5]， 卢妤婷[2,3,5]，
周鑫宇[2,3,5]， 文晓虎[2]， 张元明[2,3,5]

（1. 新疆农业大学资源与环境学院，新疆 乌鲁木齐 830052；2. 荒漠与绿洲生态国家重点实验室，干旱区生态安全与可持续发展重点实验室，中国科学院新疆生态与地理研究所，新疆 乌鲁木齐 830011；3. 新疆干旱区生物多样性保育与应用重点实验室，中国科学院新疆生态与地理研究所，新疆 乌鲁木齐 830000；4. 新疆农业大学生命科学学院，新疆 乌鲁木齐 830052；5. 中国科学院大学，北京 100049；6. 天山野果林生态系统新疆野外科学观测研究站，伊犁植物园，中国科学院新疆生态与地理研究所，新疆 新源 835800）

摘 要：隔代可塑性是后代免受环境胁迫的有效方式，通过增加子代与环境匹配的可能性来缓冲环境变化对子代的影响，提高子代对所处环境的适应度。因此，本研究以生长发育快、对环境响应敏感的一年生短命植物优势种尖喙牻牛儿苗（*Erodium oxyrhinchum*）作为研究材料，结合增水、增氮处理，从短命植物生理生化指标角度分析短命植物代际间对气候因子的响应差异，尝试明确气候因子对荒漠短命植物隔代生理可塑性的影响。结果表明：（1）增水处理显著提高了两代植株的可溶性糖（SS）含量、其余生理指标呈代际差异性，增水处理下可溶性蛋白（SP）、可溶性糖（SS）、过氧化物酶（POD）呈隔代适应性。（2）增氮处理显著抑制亲代植株的超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）、丙二醛（MDA）含量，对子代植株过氧化氢酶（CAT）、活性氧（ROS）含量呈抑制作用，增氮处理下可溶性蛋白（SP）、超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）呈隔代适应性。（3）水氮互作处理显著促进亲代植株的过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）、活性氧（ROS）含量，但显著抑制超氧化物歧化酶（SOD）含量。对子代植株超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）含量呈促进作用，过氧化氢酶（CAT）、丙二醛（MDA）、活性氧（ROS）含量呈抑制作用，水氮互作处理下可溶性蛋白（SP）、过氧化物酶（POD）呈隔代适应性。总体而言，降水、氮沉降对尖喙牻牛儿苗隔代生理可塑性具有显著影响，尖喙牻牛儿苗生理生化指标对增水、增氮以及水氮互作处理呈现不同的响应差异。未来降水、氮沉降的增加可能改变尖喙牻牛儿苗后代的生态适应能力和策略，进而改变其种群未来发展趋势。

关键词：降水；氮沉降；短命植物；尖喙牻牛儿苗；隔代生理可塑性

表型可塑性是指植物同一基因型在不同环境下产生不同表型的特性，是生物体应对快速变化环境的重要适应机制[1-4]。其中隔代可塑性是一种特殊的表型可塑性，即亲代所处的环境条件影响子代植株的表型和子代应对环境适应性的现象[5]。隔代可塑性是后代免受环境胁迫的有效方式，通过增加子代表型与环境匹配的可能性来缓冲环境变化对子代的影响，提高子代对所处环境的适应度[6-7]。有相关研究表明，植物不仅能够适应不断变化的环境，还会通过隔代可塑性将亲代环境信号传递给子代，使之“赢在起跑线”上[8]。因此，隔代可塑性对生物的生态适应与进化具有重要意义。

植物隔代可塑性在其后代是否表现为适应性的最直观的判断方法为后代在相同环境下是否比亲代生长的更好，例如一年生草本植物春蓼（*Polygonum persicaria*）生长在干旱环境时，其子代生长在同等干旱条件下会表现出更好的长势[9]。目前，前人大多只针对植物形态、生物量等表型方面进行了

收稿日期：2024-04-21； **修订日期：**2024-05-15
基金项目：国家自然科学基金项目（32160256，32171513，31971428）；新疆维吾尔自治区天山英才项目（2023TSYCCX0082）
作者简介：沙涛（1996-），男，硕士研究生，主要从事荒漠植物生态适应研究. E-mail: 1796379306@qq.com
通讯作者：张玲卫. E-mail: zlwlz@163.com

隔代可塑性研究,对植物隔代生理可塑性方面研究较少。当植物所处的生长环境发生变化时,最先引起改变的一定是植物体内的生理生化指标,植物通过改变体内的渗透调节物质、抗氧化酶体系等来应对环境的变化。例如三叶草体内的可溶性蛋白和可溶性糖等渗透调节物质增加有利于其生长发育和提高了自身应对环境压力的能力[10]。玉米在苗期受干旱胁迫时体内的SOD和POD抗氧化酶含量会提高,在应对干旱胁迫时起到了主要作用[11]。抗氧化酶系统被认为是植物在应对环境变化时重要的防御体系,相当于人类的免疫系统,保持一定高含量的抗氧化酶可提高植物应对外界环境变化的能力[12]。因此,我们在判断植物隔代生理可塑性是否为适应性时可将处于相同环境下的亲代和子代植株生理指标高低作为依据,即子代植株渗透调节物质、抗氧化酶含量高于亲代植株时可判定为其为适应性。当环境变化时植物生理生化指标最先受到影响,进而影响其植物表型,可见研究植物隔代生理可塑性可能更有预见性和更加准确地判断子代对所处环境的适应度。

降水是荒漠生态系统土壤水分的主要来源,降水的变化将会影响植物本身以及其子代的生理活动、生长发育[13-15]。有研究表明,自20世纪以来,全球陆地降水增加了2%,而北半球中高纬度地区年平均降水量增加了7%~12%,降水变化很可能会对生长在本地区的植物产生影响[16]。受人类活动的影响加剧,氮沉降已呈全球化趋势。荒漠生态系统是干旱区陆地生态系统重要的组成部分,具有重要的生态地位,氮素作为影响自然生态系统稳定性和物种多样性的关键要素,对荒漠生态系统及其植被尤其重要。

短命植物是生长在干旱荒漠地带的一类生活周期或年生长期很短的特殊植物类群,在我国主要分布在新疆古尔班通古特沙漠,也是该沙漠植被类型中独特的组成部分[17-18]。短命植物是一类年轻的植物区系,均为草本种类,对环境具有灵活、多样的适应策略[19],其后代适合度可能受环境影响尤为突出。因此,短命植物是研究植物生理响应气候变化的理想材料。当自身所处环境例如降水、温度、氮沉降等气候因子变化时,植株生理生化指标将产生不同的响应规律,这是短命植物应对快速变化环境的一种重要适应机制[20]。但环境对植株生理的影响是否会延伸至下一代,即是否会影响子代植株的生理,子代又遗传了多少等问题还不明确。因此,以气候因子降水、氮沉降变化为背景研究荒漠短命植物优势种尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhinchum*)隔代生理可塑性对荒漠生态系统的生态适应性以及进化具有重要意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究实验样地位于准噶尔盆地腹地的古尔班通古特沙漠南缘(北沙窝试验区),地理坐标为44°19′15N″,86°57′44″E。古尔班通古特沙漠是我国最大的固定、半固定沙漠,属于典型的温带大陆性干旱气候,夏季高温炎热,降雨较少,冬季漫长寒冷。全年平均气温为6.6 ℃,年积温达3000~3500 ℃,年降水量为70~190 mm,年潜在蒸发量可高达2000 mm以上[21]。冬季和春季的降水总量占全年降水量的30%~45%。冬季时,沙漠地表能形成稳定的积雪层,而在3—4月的春季,这些积雪融化并为沙土提供部分水分供给。在4—5月期间,土壤平均含水率可达到25 $g\cdot kg^{-1}$以上,为短命植物的生长和发育提供了良好的条件[22]。

1.2 研究方法

1.2.1 降水、氮沉降、水氮互作3种处理

(1) 增水设置:水分是荒漠生态系统中最为重要的限制性资源之一,近年来随着全球气候变化逐渐加剧,荒漠生态系统气候也发生着较为明显的变化。研究表明,中国西北地区的降水将会在未来30 a内增加约30%,并且在极端降水情况下,增幅或将达到50%[23]。考虑到研究区未来降水变化趋势,增水设置为自然降水(CK)、增水30%(W1)和增水50%(W2)3种增水处理。分别在每次降雨事件发生后立即在降水量基础上增加相应比例的水分,自然降雨量由设置在样地中的雨量器确定。

(2) 增氮设置:由于化学肥料的大量使用、工业生产等过程加剧了氮素的排放,导致大气氮沉降也随之增加。根据前人研究发现,古尔班通古特沙漠附近城市的氮沉降量已经达到了35.4 $kg\cdot hm^{-2}\cdot a^{-1}$。同时根据相关预测,在未来一段时间氮沉降水平

可能仍将持续增加,并可能达到现有水平的2倍以上[24]。因此,本研究设置了3个氮沉降梯度:对照0 kg·hm^{-2}·a^{-1}(CK)、中氮30 kg·hm^{-2}·a^{-1}(N1)、高氮60 kg·hm^{-2}·a^{-1}(N2)。使用尿素和氯化铵作为混合氮素来源。施氮时将尿素和氯化铵按2:1比例混合溶解于适量水中,均匀喷洒于样地表面。增氮共分为2次:首先在采样前一年秋季降雪后喷洒50%混合氮肥,用于模拟降雪引起的氮沉降脉冲;次年春季融雪初期再喷洒剩余50%的氮肥,模拟春季融雪过程增加的氮素。

(3) 水氮互作设置:降水、氮素均为荒漠植物生长的限制因子。为研究荒漠短命植物对水、氮同时增加的响应,本研究设置了对照(CK)、增水30%+30 kg·hm^{-2}·a^{-1}(W1N1)、增水50%+30 kg·hm^{-2}·a^{-1}(W2N1)三个梯度处理。

增水、增氮、水氮互作处理共设置7个4 m×4 m样方,即1个对照,2个增水处理,2个增氮处理,2个水氮互作处理。为降低处理间氮素的影响,各处理间隔2 m以上,并在样方间埋藏1 m深的隔水层。

1.2.2 野外播种和幼苗存活实验设计

(1) 野外播种:于实验开始前一年,在古尔班通古特沙漠腹地收集足量的、生境均一的尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhinchum*)种子。由于尖喙牻牛儿苗的初始萌发率并不高,存在物理休眠。因此,实验前需要在实验室通过划破种皮打破休眠。为避免土壤种子库对种子萌发和幼苗出土的影响,播种前需要对样地5 cm深的沙土进行过筛,剔除样地土壤种子库原有的种子,然后回填,减少对实验的干扰。野外实验样地位于古尔班通古特南缘,该样地建立有围栏,防止野生动物或其他放牧干扰。

(2) 幼苗存活实验设计:根据增水、增氮、水氮互作实验设置,F1代实验共计7个处理,每个处理9个1 m×1 m的小样方,每个样方播种100粒种子,需要收集6300粒种子。在每个1 m×1 m小样方内,种子按照4行4列,每列25粒种子,间隔20 cm均匀排列,最后覆盖2~3 cm厚的沙土。F2代实验设置与F1代相同,F2代实验均使用F1代对应处理生产的种子。F1代和F2代实验的种子均于野外种子扩散后两周内进行播种,播种后即开始进行增水增氮处理(图1)。

1.2.3 采样和测定方法 分别待植物生长至展叶前期(4月初)、展叶末期(4月末)、繁殖期(5月中旬)进

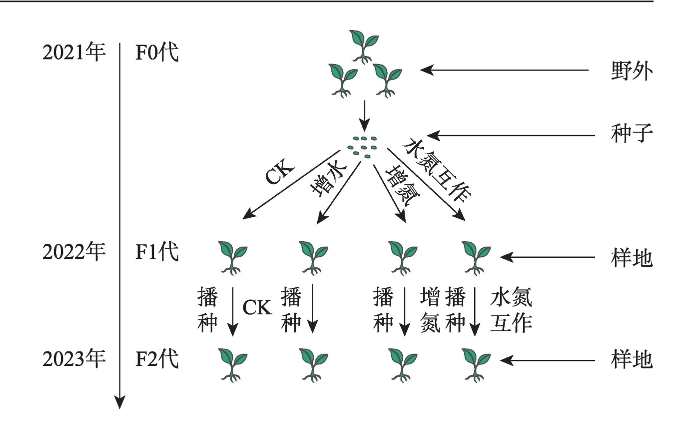


图1 一年生短命植物隔代可塑性实验流程图

Fig. 1 Flowchart of the transgenerational plasticity experiment for ephemeral plants

行采样,从植株上端3~5轮叶片处选择生长状况相近的叶片,每个处理分别选取20片,立即放入液氮罐,带回实验室,置于-80 ℃超低温冰箱中保存待测。可溶性蛋白(SP)含量的测定采用考马斯亮蓝法,可溶性糖(SS)含量的测定采用蒽酮比色法,活性氧(ROS)含量的测定采用化学荧光法,超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用WTS-8法,过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚法,过氧化氢酶(CAT)含量的测定采用钼酸铵法,丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法(TBA)[20]。

1.3 数据处理

首先应用Excel进行数据的统计和预处理,其次使用IBM SPSS Statistics 21统计分析软件进行相关数据分析,主要包括用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验增水、增氮、水氮互作3种处理下亲代和子代的生理生化指标(SP、SS、ROS、SOD、POD、CAT、MDA)的显著性差异水平。通过响应值计算公式(以对照为当年植株生长状况的背景值,通过处理减去对照的值进行求导)来判断各指标是否为适应性,即子代渗透调节物质和抗氧化酶体系响应值高于亲代时可判定为适应性,反之则判定为不适应性。子代氧化应激指标响应值低于亲代时可判定为适应性,反之则判定为不适应性。MDA和ROS含量不宜过高,过高含量的MDA和ROS将导致植物的细胞膜结构和功能受到破坏[25-26]。绘图均使用Origin 2022b软件。

$$响应值 = \ln(处理_{ij} - 对照_{ij}),\ (i,\ j = 1, 2, \cdots, n)$$

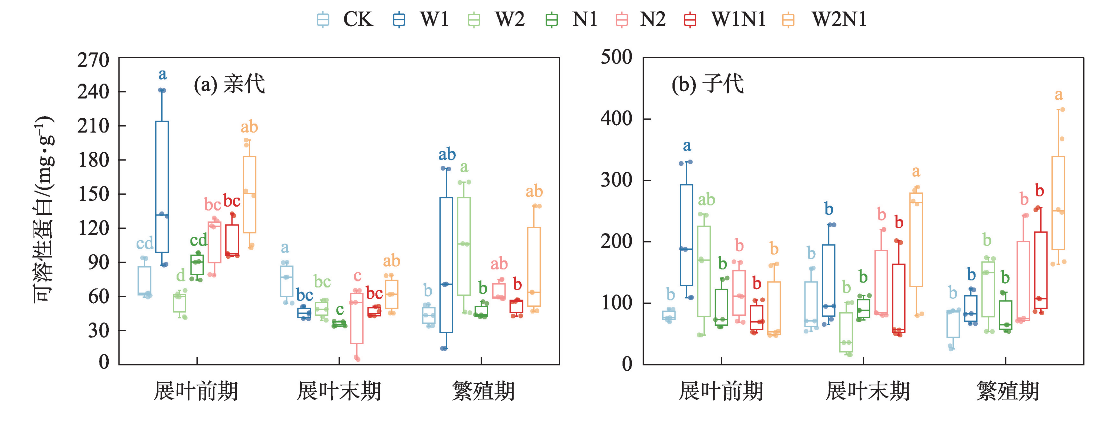
式中:i代表植株生长时期;j代表样本重复数。

2 结果与分析

2.1 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗渗透调节物质的影响

2.1.1 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗可溶性蛋白的影响 从图2可以看出，亲代植株可溶性蛋白含量在生长期整体变化为先下降后升高的趋势。在展叶前期W1、W2N1处理下植株的可溶性蛋白含量显著高于对照；在展叶末期除W2N1处理外，其余处理下植株的可溶性蛋白含量均低于对照；在繁殖期W2处理下可溶性蛋白含量显著高于对照，其余处理均无显著差异，但W1、W2N1处理下的可溶性蛋白含量偏高。总体来看，在亲代尖喙牻牛儿苗的生长期，增水、W2N1显著提高了其可溶性蛋白含量。子代植株可溶性蛋白含量在生长期整体变化为除W2N1处理呈升高趋势外，其余处理呈缓慢下降或趋于平稳。在展叶前期W1处理下的可溶性蛋白含量显著高于对照，其余无显著变化；在展叶末期和繁殖期W2N1处理下的可溶性蛋白含量显著高于对照，其余处理均无显著变化。W1、W2N1处理显著提高了生长期子代植株可溶性蛋白含量。

2.1.2 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗可溶性糖的影响 从图3可以看出，亲代植株可溶性糖含量在生长期整体变化为先升高后下降的趋势。在展叶前期W1处理下的可溶性糖显著高于对照，其余处理无显著变化；在展叶末期增氮、W2N1处理下可溶性糖含量显著低于对照；而繁殖期N1处理显著高于对照，其余处理无显著变化；整体来看，增水处理对亲代尖喙牻牛儿苗呈正效应，N1处理在不同生长期呈差异性。同样，子代植株可溶性糖含量在生长期整体变化为先升高后下降的趋势。在展叶前



注：CK为对照；W1为增水30%；W2为增水50%；N1为中N；N2为高N；W1N1为增水30%+中N；W2N1为增水50%+中N。不同小写字母表示同一时刻不同处理间差异显著$P<0.05$。下同。

图2 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗可溶性蛋白含量的影响

Fig. 2 Effect of water addition, nitrogen addition and their interactions on soluble protein content of *Erodium oxyrhinchum*

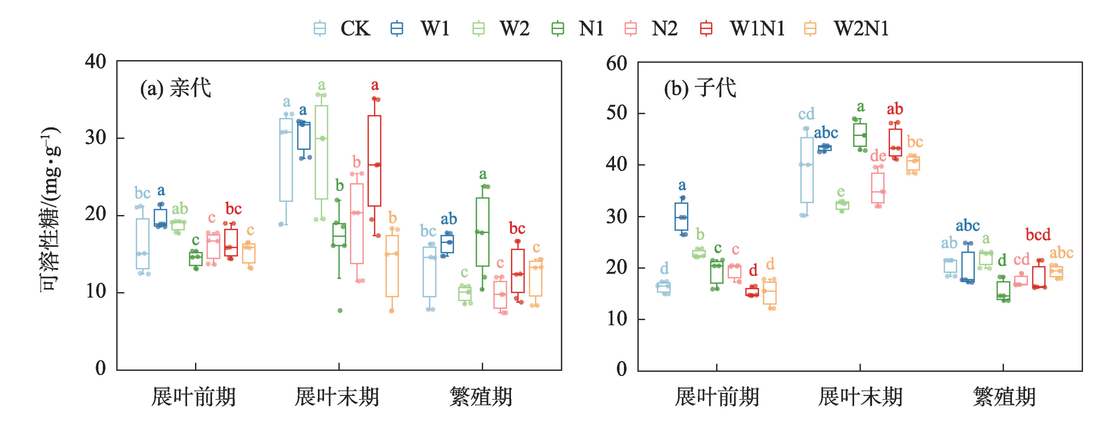


图3 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗可溶性糖含量的影响

Fig. 3 Effect of water addition, nitrogen addition and their interactions on soluble sugar content of *Erodium oxyrhinchum*

期增水、增氮处理下的可溶性糖含量均高于对照,水氮互作处理无显著作用;在展叶末期W2处理下植株可溶性糖含量显著低于对照,而N1、W1N1处理下可溶性糖含量显著高于对照;而在繁殖期增氮处理下可溶性糖含量显著低于对照,其余无显著变化。整体来看,增水、W1N1处理对子代植株呈正效应,而增氮处理在不同生长阶段呈差异性。

2.1.3　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗渗透调节物质响应值的影响　从表1可以看出,尖喙牻牛儿苗在增水处理下,子代植株的可溶性蛋白和可溶性糖响应值均大于亲代植株,其隔代可塑性在此处理下呈适应性;在增氮处理下,子代植株的可溶性蛋白响应值大于亲代植株,N1处理下子代植株的可溶性糖响应值大于亲代植株,说明其隔代可塑性在此处理下呈适应性,但N2处理下子代植株的可溶性糖响应值小于亲代植株,呈不适应性;在水氮互作处理下,子代植株的可溶性蛋白响应值大于亲代植株,W2N1处理下的子代植株可溶性糖响应值大于亲代植株,说明其隔代可塑性在此处理下呈适应性,而W1N1处理下子代植株的可溶性糖响应值小于亲代植株,呈不适应性。

表1　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗渗透调节物质响应值的影响

Tab. 1　Effects of water addition, nitrogen addition and their interactions on response values of osmoregulatory substances in *Erodium oxyrhinchum*

处理	可溶性蛋白SP		可溶性糖SS	
	F1	F2	F1	F2
W1	0.3189	0.5283	0.1749	0.2285
W2	0.0638	0.2227	−0.0328	0.0698
N1	−0.1502	0.0866	−0.1066	0.0171
N2	0.0802	0.4445	−0.2197	−0.0267
W1N1	0.0393	0.2733	−0.0126	−0.0224
W2N1	0.4036	0.7607	−0.2817	−0.0324

注:W1为增水30%;W2为增水50%;N1为中N;N2为高N;W1N1为增水30%+中N;W2N1为增水50%+中N。下同。

2.2　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗抗氧化酶的影响

2.2.1　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗超氧化物歧化酶(SOD)的影响　从图4可以看出,亲代植株SOD含量在生长期整体变化趋势为快速升高后略微下降。在展叶前期W1、N1、互作处理下SOD含量均显著高于对照,而W2、N2处理下SOD含量显著低于对照;在展叶末期仅增氮处理下的SOD含量低于对照,其余处理下SOD含量与对照相比不显著;繁殖期W1、N2、水氮互作处理下的SOD含量均显著低于对照,其余处理无显著变化。整体来看,增水、增氮、互作处理降低了亲代植株SOD含量。子代植株SOD含量在生长期整体处于趋于平稳的趋势。在展叶前期增水、N1、W1N1处理下的SOD含量显著低于对照,其余处理无显著差异;同样,在展叶末期W1、增氮处理下的SOD含量显著低于对照,而W1N1处理下的SOD含量显著高于对照;在繁殖期增水、N1处理下SOD含量显著高于对照,而N2、W2N1处理显著低于对照。整体来看,增水、增氮处理在营养生长阶段降低了植株SOD含量,但在繁殖生长阶段呈促进作用,水氮互作处理则相反。

2.2.2　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗过氧化物酶(POD)的影响　从图5可以看出,亲代植株POD含量在生长期整体变化为下降趋势。在展叶前期W1、N2处理下POD含量显著低于对照,而W2N1处

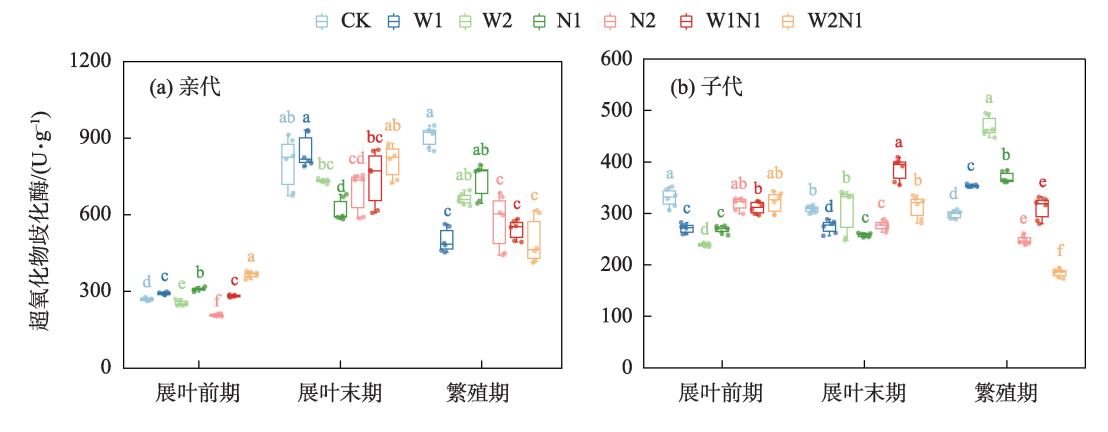


图4　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗超氧化物歧化酶活性的影响

Fig. 4　Effect of water addition, nitrogen addition and their interactions on SOD activity in *Erodium oxyrhinchum*

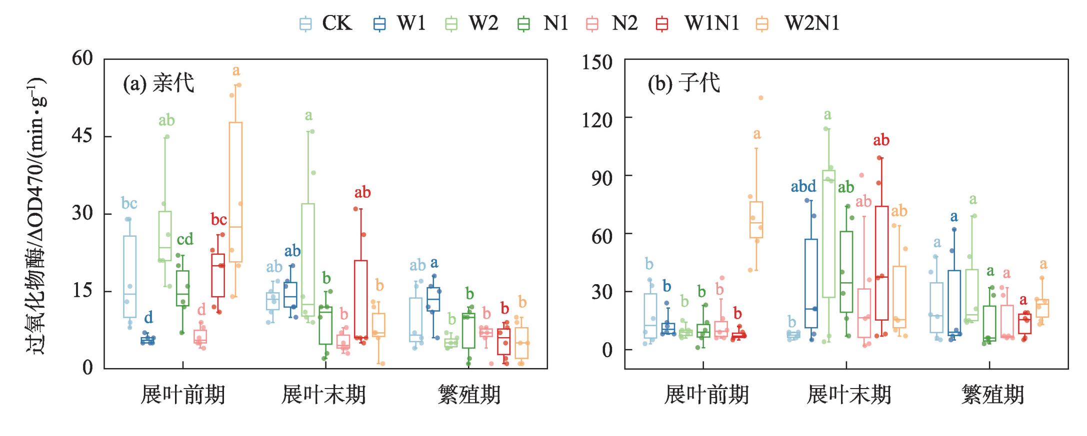


图5 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗过氧化物酶活性的影响

Fig. 5 Effects of water addition, nitrogen addition and their interactions on POD activity in *Erodium oxyrhinchum*

理显著高于对照；展叶末期和繁殖期各处理无显著差异。整体来看，增水、增氮对亲代植株呈负效应或无效应，水氮互作处理则呈正效应或无效应。子代植株POD含量在生长期整体呈先上升后下降趋势。在展叶前期W2N1处理下POD含量显著高于对照，其余处理无显著变化；W2处理显著提高了展叶末期植株的POD含量，其余处理无显著变化；繁殖期各个处理下POD含量无显著差异。整体来看，增水、互作处理对子代植株呈正效应，其余处理无显著响应作用。

2.2.3 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗过氧化氢酶(CAT)的影响 从图6可以看出，亲代植株CAT含量在生长期整体变化呈下降趋势。在展叶前期W2、N1、互作处理下的CAT含量显著高于对照，而W1处理显著低于对照；在展叶末期W2、N2处理显著提高了植株CAT含量，而W1、W2N1处理下CAT含量显著低于对照；同样在繁殖期W2、互作处理下CAT含量显著高于对照，但W1、增氮处理下CAT含量显著低于对照。整体来看，W2、互作处理对亲代植株CAT含量呈正效应，W1处理呈负效应；增氮处理在营养生长期呈正效应，但在繁殖生长期呈负效应。子代植株CAT含量在生长期整体呈先上升后下降趋势。在展叶前期N2、W2N1处理下CAT含量显著高于对照，N1则显著低于对照；在展叶末期除N2处理下CAT含量显著低于对照外，其余处理无显著变化；在繁殖期增水处理下CAT含量显著高于对照，增氮、互作处理下CAT含量则显著低于对照。整体来看增氮、互作处理在营养生长前期对子代植株CAT含量呈促进作用，繁殖生长期则呈抑制作用；增水处理在营养生长期无显著影响作用，但在繁殖期呈促进作用。

2.2.4 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗抗氧化酶响应值的影响 从表2可以看出，尖喙牻牛儿苗在增水处理下，子代植株的POD响应值大于亲代植株，在W2处理下SOD响应值大于亲代植株，在W1处理下CAT响应值大于亲代植株，说明其隔代可塑

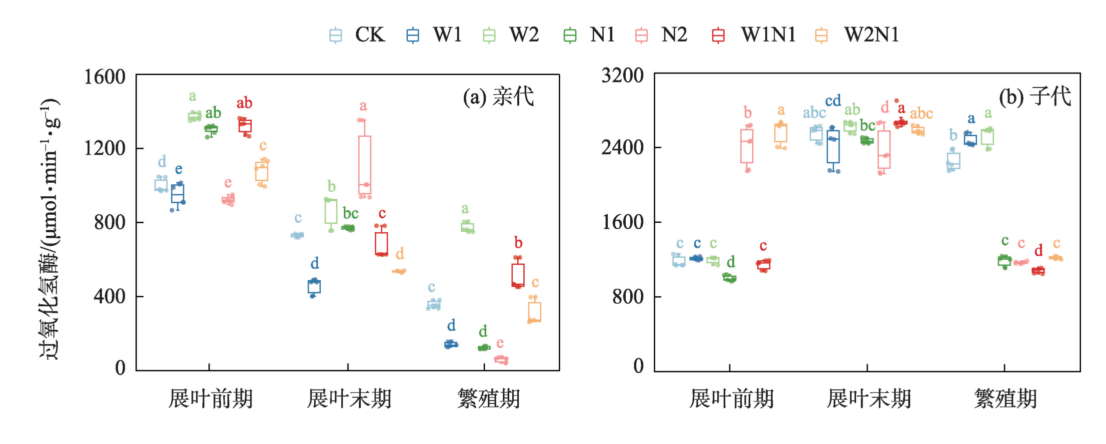


图6 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗过氧化氢酶活性的影响

Fig. 6 Effects of water addition, nitrogen addition and their interactions on CAT activity in *Erodium oxyrhinchum*

表2　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗抗氧化酶响应值的影响

Tab. 2　Effect of water addition, nitrogen addition and their interactions on antioxidant enzyme response values of *Erodium oxyrhinchum*

处理	超氧化物歧化酶SOD		过氧化物酶POD		过氧化氢酶CAT	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2
W1	−0.1526	−0.0488	−0.2241	0.4255	−0.4819	0.0223
W2	−0.1535	0.0421	0.1154	0.6329	0.4200	0.0502
N1	−0.1108	−0.0573	−0.2346	0.2150	−0.2493	−0.2810
N2	−0.2868	−0.1104	−0.7884	0.2260	−0.4863	−0.0045
W1N1	−0.1792	0.0679	−0.1516	0.1735	0.1882	−0.2362
W2N1	−0.0953	−0.1649	−0.1584	0.9334	−0.1227	0.0585

性在此处理下呈适应性,而SOD在W1处理下和CAT在W2处理下呈不适应性;在增氮处理下,子代植株的SOD、POD响应值大于亲代植株,在N2处理下CAT响应值大于亲代植株,说明其隔代可塑性在此处理下呈适应性。而在N1处理下子代植株的CAT含量小于亲代植株,呈不适应性;在水氮互作处理下,子代植株的POD响应值均大于亲代植株,W1N1处理下子代植株的SOD响应值大于亲代植株,W2N1处理下子代植株的CAT含量大于亲代植株,其隔代可塑性在此处理下呈适应性。而子代植株在W2N1处理下的SOD响应值和W1N1处理下的CAT响应值小于亲代植株,呈不适应性。

2.3　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗氧化应激指标的影响

2.3.1　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗丙二醛(MDA)的影响　从图7可以看出,亲代植株MDA含量在生长期整体变化呈上升趋势。在展叶前期W1、N1、W1N1处理下MDA含量显著低于对照,其余处理差异不显著;在展叶末期增水处理下MDA含量显著高于对照,而N1、互作处理下MDA含量则显著低于对照;在繁殖期各处理下MDA含量均显著低于对照。整体来看,增水处理对亲代植株营养生长阶段MDA含量呈正效应,增氮则呈负效应;繁殖生长阶段各个处理均呈负效应。同样,子代植株MDA含量在生长期整体呈上升趋势。在展叶前期N1处理下MDA含量显著低于对照,相反N2处理显著高于对照,其余处理无显著差异;在展叶末期W1处理下MDA含量显著高于对照,而W2、W2N1处理显著低于对照,其余处理无显著差异;在繁殖期N2处理下MDA含量显著高于对照,其余处理无显著差异。整体来看,N2处理对子代植株MDA含量呈促进作用,而增水、互作处理呈抑制作用。

2.3.2　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗活性氧(ROS)的影响　从图8可以看出,亲代植株ROS含量在生长期整体变化呈下降趋势。在展叶前期增氮、W2N1处理下ROS含量显著低于对照,其余处理无显著差异;在展叶末期W1、N2、互作处理下ROS含量均低于对照;而在繁殖期增水、增氮、互作处理下ROS含量均显著高于对照。整体来看,增水、增氮及其互作处理对亲代植株营养生长阶段ROS含量呈抑制作用,而在繁殖生长阶段呈促进作用。子代植株ROS含量在生长期整体变化呈下降后缓慢上升趋势。在展叶前期仅W2N1处理下ROS含量低于对照,其余处理无显著差异;在展叶末期N2、W1N1处理下ROS含量显著低于对照;在繁殖期仅N1处理下ROS含量低于对照。整体来看,增氮、互作处理对子代植株整个生长期ROS含量呈抑制作用,增

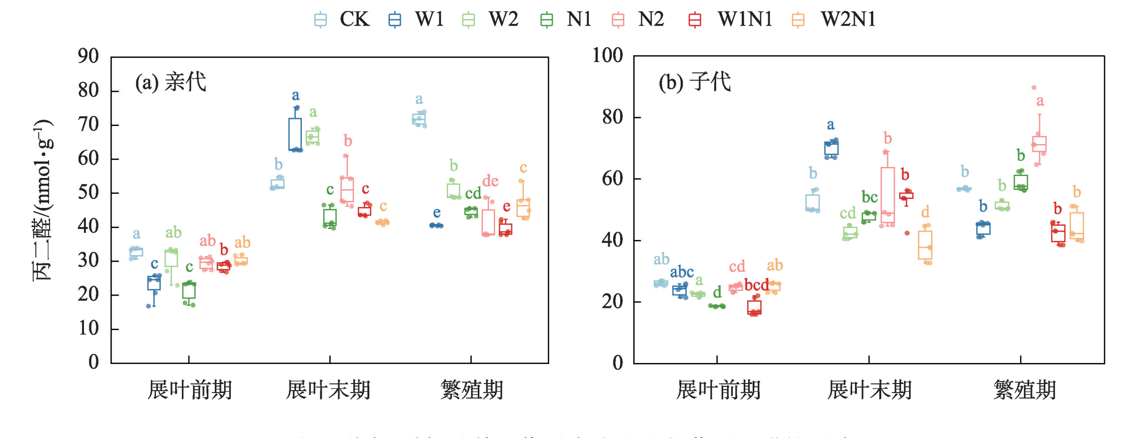


图7　增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗丙二醛的影响

Fig. 7　Effect of water addition, nitrogen addition and their interactions on MDA in *Erodium oxyrhinchum*

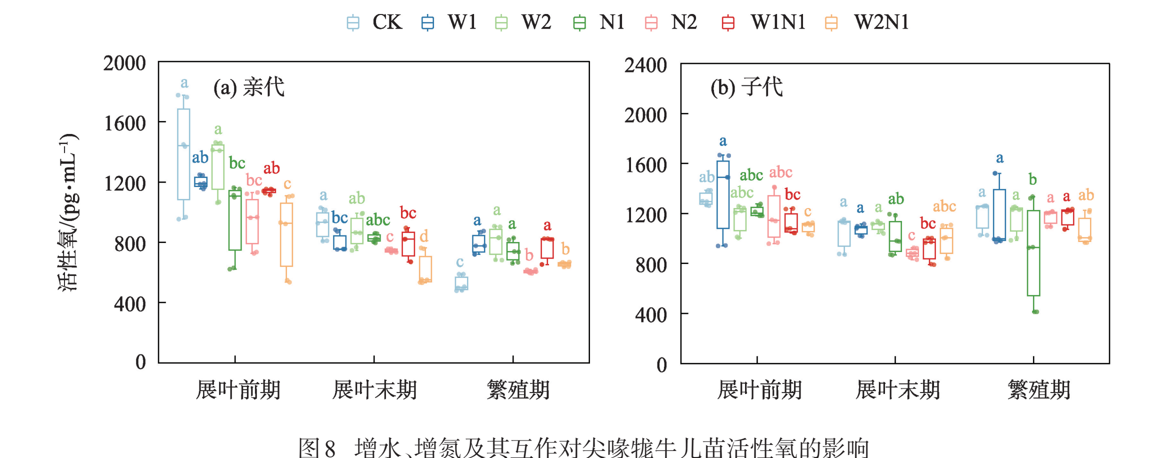


图8 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗活性氧的影响

Fig. 8 Effects of water addition, nitrogen addition and their interactions on ROS in *Erodium oxyrhinchum*

水处理则无显著影响作用。

2.3.3 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗氧化应激指标响应值的影响 从表3可以看出，尖喙牻牛儿苗在增水处理下，仅W1处理下子代植株的MDA响应值大于亲代植株，其隔代可塑性在此处理下呈不适应性。而在W2处理下子代植株的MDA、ROS响应值和在W1处理下ROS响应值均小于亲代植株，说明其隔代可塑性在此处理下呈适应性。在增氮处理下，子代植株的MDA响应值均大于亲代植株，在N2处理下子代植株的ROS响应值大于亲代植株，说明其隔代可塑性在此处理下呈不适应性。而N1处理下子代植株的ROS响应值小于亲代植株，呈适应性；在水氮互作处理下，子代植株的MDA响应值均大于亲代植株，W2N1处理下子代植株的ROS响应值大于亲代植株，其隔代可塑性呈不适应性。仅在W1N1处理下子代植株的ROS响应值小于亲代植株，呈适应性。

表3 增水、增氮及其互作对尖喙牻牛儿苗氧化应激指标响应值的影响

Tab. 3 Effects of water addition, nitrogen addition and their interactions on response values of oxidative stress indicators in *Erodium oxyrhinchum*

处理	丙二醛MDA		活性氧ROS	
	F1	F2	F1	F2
W1	−0.2280	−0.0163	0.0384	0.0148
W2	−0.0626	−0.1543	0.1055	−0.0333
N1	−0.3693	−0.1297	−0.0423	−0.1320
N2	−0.2245	0.1457	−0.1523	−0.0992
W1N1	−0.3005	−0.2153	0.0104	−0.0985
W2N1	−0.2511	−0.1968	−0.2215	−0.1193

3 讨 论

3.1 尖喙牻牛儿苗渗透调节物质对增水、增氮及其互作的响应

当植物所处的生长环境发生变化时，最先引起改变的一定是植物体内的生理生化指标，植物通过改变体内的渗透调节物质、抗氧化酶体系等来应对环境的变化。在本研究中，增水处理显著提高了亲代植株的SP、SS含量。子代植株在增水处理下SS含量呈促进作用。增水处理下植株响应值结果表明，SP、SS指标其隔代可塑性呈适应性。表明水分添加提高了尖喙牻牛儿苗的水分利用效率，植物能够更有效地进行光合作用，并将其转化为有机质。在干旱荒漠生态系统中维持高水平的渗透调节物质含量，可有效地提高植物抗性来抵抗不利生长环境[27-28]。从响应值结果可以看出，亲代植株在水分添加条件下其体内渗透调节物质的变化同样能在其子代植株中保持，这有利于尖喙牻牛儿苗能够更好地应对环境变化[29]。而单独氮素添加对两代尖喙牻牛儿苗植株的可溶性蛋白和可溶性糖含量无显著影响，原因可能是在缺少充分的水分条件下植物对氮素无法很好地进行吸收利用，进而限制了渗透调节物质的合成和积累[30]。但从响应值结果来看，亲代植株在氮素添加条件下形成了环境记忆，其子代在此环境下的可溶性蛋白和在中氮处理下的可溶性糖呈隔代适应性，这说明尖喙牻牛儿苗的后代在氮沉降增加的环境背景下能够保持一定的抗性，有利于种群的扩大。

周萍等[31]在水氮互作对滴灌春小麦渗透调节物质及产量的影响研究中发现，水分添加条件下，

随着氮肥施用量的增加渗透调节物质的含量不断提高,表现出了一定的渗透调节能力,水氮互作对春小麦产量性状的调控存在明显的互作效应。植物在生长过程中吸收营养物质水分是必要介质,在本研究中水分和氮素同时添加显著提高了尖喙牻牛儿苗亲代和子代植物的渗透调节物质,但可溶性蛋白和可溶性糖含量对水分添加量的响应具有差异性。从水氮互作处理下的响应值结果我们发现,可溶性蛋白其隔代可塑性呈适应性,但可溶性糖指标仅在W2N1处理下呈适应性,说明可溶性糖的合成可能需要更多的水分条件。

3.2 尖喙牻牛儿苗抗氧化酶体系对增水、增氮及其互作的响应

当植物受到外界环境迫害时体内会产生一系列氧化产物破坏植物细胞,影响植物的正常生理代谢和生长,严重时可造成植物枯萎和死亡[32]。而抗氧化酶体系可以清除植物体内有害的产物,作用相当于人类体内的免疫系统。因此,抗氧化酶体系的高低也是评价植物抗性以及植物在受到环境迫害时能否有效抵抗环境压力的一个重要指标。3种抗氧化酶在植物遭受不同环境迫害时的响应具有差异性,植物自身会在这三者之间进行调控来抵御迫害[33]。

在本研究中,增水处理显著抑制了亲代植株的SOD、POD含量。子代植株在增水处理下SOD、POD、CAT含量呈促进作用。增水处理下植株响应值结果表明POD指标其隔代可塑性呈适应性。SOD仅在W2处理下呈适应性,而CAT则呈不适应性。CAT仅在W1处理下呈适应性,而SOD则呈不适应性。亲代植株在水分添加时因为环境条件变好,体内有害产物较少,因此,不需要维持较高水平的SOD、POD含量。子代植物已经适应了水分添加的环境条件,自身体内的抗氧化酶有升高的趋势,可能是因为尖喙牻牛儿苗长期处于干旱荒漠系统中,需要维持一定浓度的抗氧化酶含量来抵御可能到来的干旱胁迫[34]。这可能是荒漠短命植物一种特殊的环境适应策略,例如大蒜芥在干旱胁迫后体内的SOD、POD活性先出现上升,然后缓慢下降并始终保持较高的酶活性来抵御环境迫害[35]。从响应值结果发现,3种抗氧化酶中POD在增水处理下呈隔代适应性,而SOD和CAT对水分梯度有着不同响应,CAT含量在W1水分梯度下会增加,而SOD含量在W2水分梯度下会增加,这可能也是尖喙牻牛儿苗在应对不同水分梯度添加时抗氧化酶体系自身调节的结果。

植物对环境条件的反应不仅表现在自身发育和生理的可塑性变化上,还表现在改变其后代的生理和表型上。在本研究中,增氮处理显著抑制了亲代植株的SOD、POD、CAT含量。子代植株在增氮处理下SOD含量呈促进作用。增氮处理下植株响应值结果表明,SOD、POD指标其隔代可塑性呈适应性。氮素的添加可能导致植物受到氮素毒害或体内营养失衡,这干扰了植物正常的生理代谢过程。氮素毒害可能会导致细胞内活性氧自由基的增加,从而引发氧化应激反应,抑制了SOD、POD和CAT等抗氧化酶的合成和活性。因此,亲代植物的SOD、POD、CAT含量对氮素添加呈抑制作用。从响应值结果可以看出,环境记忆影响了子代植株的抗氧化酶体系,使得子代植物的抗氧化酶体系能够恢复到正常水平,在与亲代相同的环境胁迫下能够尽可能地免于迫害[36]。

水氮互作处理显著促进了亲代植株的POD和CAT含量,这可能反映了水氮互作处理改善了生长环境,提供了更多的氮源和水分,有利于植物进行生长和代谢。因此,亲代植株在这种有利的生长环境下能够更有效地合成和积累POD和CAT等抗氧化酶。与此相反,水氮互作处理显著抑制了亲代植株的SOD含量。这可能是因为水氮互作处理提供了足够的氮源和水分,减少了植物受到氧化应激的程度,从而减少了SOD的需求和合成[37]。子代植株受亲代环境记忆的影响在水氮互作处理下SOD和POD含量呈促进作用,对水氮互作处理具有更为积极的生理响应,表现出了更高的氧化应激能力。从响应值结果来看,POD指标的隔代可塑性呈适应性,表明子代植株能够通过调节POD活性来适应不同的环境条件,保持其抗氧化能力[38]。然而,SOD和CAT指标的隔代可塑性表现出不同的趋势。SOD在W2N1处理下呈不适应性,CAT呈适应性,反之SOD在W1N1处理下呈适应性,CAT呈不适应性。这可能反映了尖喙牻牛儿苗对于不同抗氧化酶的调节机制以及对于氧化应激的不同适应性。

3.3 尖喙牻牛儿苗氧化应激指标对增水、增氮及其互作的响应

植物在生长发育过程中需要不停的进行呼吸

作用和光合作用等能量代谢以及蛋白质、糖、脂等物质的代谢。在正常生长情况下,植物体内的抗氧化酶体系能与其体内的活性氧(ROS)的产生和清除保持在一定程度的动态平衡之中[39]。然而植物在受到生物因素啃食和非生物因素环境等条件下的迫害时,体内的抗氧化酶体系受到破坏,导致植物体内ROS过量堆积,产生氧化迸发(oxidative burst)现象,导致植物无法健康生长[40]。丙二醛(MDA)是一种生物体内产生的脂质过氧化产物,常被用作评价细胞膜脂质过氧化程度的指标。脂质过氧化是指细胞膜中脂质与活性氧(如超氧自由基、过氧化氢等)发生反应,造成脂质分子的氧化损伤,生成一系列含有活性羰基的产物[25]。因此,MDA和ROS可作为植物细胞是否受到破坏的作用指标,将两者统称为氧化应激指标。

在本研究中,增水处理可能导致亲代植株细胞内代谢活动增加,受到氧化应激的刺激增加,进而引发细胞膜的氧化损伤,使得MDA和ROS含量增加。子代植株在增水处理下的MDA含量呈抑制作用说明对于水分增加的适应性。这可能是由于子代植株在增水处理条件下,其抗氧化能力提高,能够更有效地清除ROS,从而减少细胞膜的氧化损伤,减少MDA的生成量[41]。响应值结果表明,在增水处理下,MDA和ROS仅在W2处理下呈现出适应性,而ROS仅在W1处理下呈现出适应性。这可能因为尖喙牻牛儿苗对于水分增加的响应不同。具体而言,在增水处理下其子代ROS含量会保持更低水平,MDA仅在大量水分条件下会保持更低水平。总之,尖喙牻牛儿苗后代能够在增水处理下与亲代相比更低的氧化应激含量,有更强的适应能力。

在增氮处理下,亲代植株的MDA含量呈显著抑制作用,这意味着细胞膜的脂质过氧化程度降低。可能是因为增氮处理有助于减少细胞内氧化应激物质的生成,或者提高了尖喙牻牛儿苗对氧化应激的抵抗能力[42]。而增氮处理显著提高了亲代植株的ROS含量。这可能是由于增氮处理导致了细胞内代谢活动的增加,进而增加了活性氧的产生,引发细胞的氧化损伤。子代植株的ROS含量呈抑制作用,这可能说明子代植株对于氮素增加的适应性。子代植株可能通过某种机制抑制了ROS的生成,从而减轻了细胞内氧化损伤程度[43]。从响应值结果来看,在增氮处理下,MDA呈现不适应性,这表明增氮处理对于亲代植株产生的环境记忆在其后代呈隔代不适应性,子代可能将保持较高水平的MDA含量,对其生长不利。ROS仅在N1处理下呈现出适应性,这表明在较低水平的氮添加下尖喙牻牛儿苗后代将保持较低水平的ROS含量。

水氮互作处理显著促进了亲代植株的ROS含量,这可能是由于水分和氮素的互作使得植物代谢活动增加,进而增加了ROS的生成。子代植株的MDA和ROS含量呈现出抑制作用,这表明子代植株对于水分和氮素的互作有一定的适应性。例如,荒漠植物红砂(*Reaumuria soongorica*)和珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)在氮和水充足环境条件下植株不受胁迫或受很小的胁迫强度,导致体内MDA含量处于较低水平[44]。降低的氧化应激指标含量反映了子代植株对氧化应激的较强抵抗能力,减轻了细胞膜的氧化损伤程度[45]。响应值结果表明,仅在W1N1处理下ROS呈现适应性的,只有在适量的水分和氮素添加下尖喙牻牛儿苗后代才能保持较低水平的ROS含量。水氮互作处理对于亲代和子代植株的生理生化指标产生了不同的影响,这可能反映了植物在面对水分和氮素互作时的不同响应机制。

4 结 论

本研究以古尔班通古特沙漠短命植物优势种尖喙牻牛儿苗作为材料,通过增水、增氮以及水氮互作处理对两代尖喙牻牛儿苗生长旺盛期和繁殖期叶片渗透调节物质、抗氧化酶体系和氧化应激指标含量进行分析,得出以下结论:

(1) 增水处理下SP、SS、POD呈隔代适应性,当短命植物处于降水增加环境中时,亲代植株的环境记忆主要通过其体内的渗透调节物质和POD含量影响子代植株的生长,避免降水增加对其后代生长发育造成不利。

(2) 增氮处理下SP、SOD、POD呈隔代适应性,当环境中氮素过量时将会造成烧苗现象,亲代植株的环境记忆主要通过其体内的SP、SOD、POD含量变化传递给子代植株,避免氮素增加影响其后代生长。

(3) 水氮互作处理下SP、POD呈隔代适应性,当短命植物处于水氮充足环境中时,植株新陈代谢加快,氧化应激指标含量升高,造成氧化损伤。亲代

植株通过其体内的SP、POD含量变化将环境记忆传递给子代植株，使其后代减少氧化损伤，促进生长发育。

（4）渗透调节物质中的SP和抗氧化酶体系中的POD对环境中降水和氮素单独增加以及水氮同时增加时均响应敏感，而渗透调节物质中的SS和抗氧化酶体系中的SOD分别仅对增水、增氮响应敏感，这可能是短命植物生理指标对水氮变化的特异性响应。因此，SS和SOD含量可作为研究增水、增氮对短命植物隔代生理可塑性的针对性指标。

参考文献（References）：

[1] Dekroon H, Schieving F. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: A general model applied to a foraging clonal plant[J]. Journal of Ecology, 1991, 79(2): 519–530.

[2] 陈娟, 张小晶, 李巧玉, 等. 不同坡向川西亚高山林木竞争与叶片表型可塑性的关系研究[J]. 生态学报, 2022, 42(5): 1788–1797. [Chen Juan, Zhang Xiaojing, Li Qiaoyu, et al. Relationships between competition intensity and leaf phenotypic plasticity of woody plants in subalpine forests on diffe rent slope directions[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1788–1797.]

[3] 王丹, 李江飞, 李亚麒, 等. 不同苗龄云南松异速生长及其表型可塑性[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(1): 36–44. [Wang Dan, Li Jiangfei, Li Yaqi, et al. Allometric growth and phenotypic plasticity of *Pinus yunnanensis* at different seedling ages[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2022, 42(1): 36–44.]

[4] 王玉萍, 高会会, 张峰, 等. 珠芽蓼叶片对海拔变化的表型可塑性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2070–2078. [Wang Yuping, Gao Huihui, Zhang Feng, et al. Altitudinal phenotypic plasticity of leaf characteristics of *Polygonum viviparum*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(6): 2070–2078.]

[5] Dury G J, Wade M J. When mother knows best: A population genetic model of transgenerational versus intragenerational plasticity [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2020, 33: 127–137.

[6] Galloway L F, Etterson J R. Plasticity to canopy shade in a monocarpic herb: within-and between-generation effects[J]. New Phytologist, 2009, 182(4): 1003–1012.

[7] Galloway L F, Etterson J R, McGlothlin J W. Contribution of direct and maternal genetic effects to life-history evolution[J]. New Phytologist, 2009, 183: 826–838.

[8] Burgess K S, Etterson J R, Galloway L F. Artificial selection shifts flowering phenology and other correlated traits in an autotetraploid herb[J]. Heredity, 2007, 99(6): 641–648.

[9] Herman J J, Sultan S E, Horgan-Kobelski T, et al. Adaptive transgenerational plasticity in an annual plant: Grandparental and parental drought stress enhance performance of seedlings in dry soil [J]. Integrative and Comparative Biology, 2012, 52(1): 77–88.

[10] 冯淑华, 陈雅君, 周阳. 干旱胁迫下三叶草渗透调节物质动态及与叶片水分的相关性[J]. 中国草地学报, 2011, 33(6): 70–74. [Feng Shuhua, Chen Yajun, Zhou Yang. Correlation analysis between dynamic change of osmoregulation substance and moisture in leaves of clovers under drought stress[J]. Chinese Journal of Grassland, 2011, 33(6): 70–74.]

[11] 刘志芳, 张春梅, 闫治斌, 等. 干旱胁迫与复水对玉米苗期渗透调节物质及抗氧化酶的影响[J]. 甘肃农业科技, 2014, 45(1): 3–6. [Liu Zhifang, Zhang Chunmei, Yan Zhibin, et al. Effects of drought stress and water recovering on osmotic regulation substances and antioxidant enzymes of corn seedlings[J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2014, 45(1): 3–6.]

[12] 杨舒贻, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报（自然科学版）, 2016, 45(5): 481–489. [Yang Shuyi, Chen Xiaoyang, Hui Wenkai, et al. Progress in responses of antioxidant enzyme systems in plant to environmental stresses[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition, 2016, 45(5): 481–489.]

[13] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(7): 2425–2433. [Sun Yan, He Mingzhu, Wang Li. Effects of precipitation control on plant diversity and biomass in a desert region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(7): 2425–2433.]

[14] 闫建成, 梁存柱, 付晓玥, 等. 草原与荒漠一年生植物性状对降水变化的响应[J]. 草业学报, 2013, 22(1): 68–76. [Yan Jiancheng, Liang Cunzhu, Fu Xiaoyue, et al. The responses of annual plant traits to rainfall variation in steppe and desert regions[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(1): 68–76.]

[15] 赵娟, 宋媛, 孙涛, 等. 红松和蒙古栎种子萌发及幼苗生长对升温与降水综合作用的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(24): 7791–7800. [Zhao Juan, Song Yuan, Sun Tao, et al. Response of seed germination and seedling growth of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* to comprehensive action of warming and precipitation [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(24): 7791–7800.]

[16] Kintisch E. In new report, IPCC gets more specific about warming risks[J]. Science, 2014, 344(6179): 21–21.

[17] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要[J]. 干旱区研究, 1994, 11(3): 1–26. [Mao Zumei, Zhang Dianmin. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang[J]. Arid Zone Research, 1994, 11(3): 1–26.]

[18] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点 [J]. 生态学报, 2002, 22(11): 1923–1932. [Zhang Liyun, Chen Changdu. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Sandy Desert[J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(11): 1923–1932.]

[19] 陈艳锋. 模拟降水和氮沉降变化对短命植物生活史的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019. [Chen Yanfeng. Modeling the Ef-

fects of Changes in Precipitation and Nitrogen Deposition on the Life History of Ephemeral Plants[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2019.]

[20] 卡吾沙尔·库都斯, 刘会良, 张岚, 等. 尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株及子代种子的生理生化特性[J]. 干旱区研究, 2022, 39(5): 1473-1485. [Kudusi Kawushaer, Liu Huiliang, Zhang Lan, et al. Physiological and biochemical characteristics of *Erodium oxyrrhynchum* spring/autumn germinated plants and seeds[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(5): 1473-1485.]

[21] 黄韵杰, 李永刚, 尹本丰, 等. 齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)氮磷计量特征对降水量的响应[J]. 中国沙漠, 2023, 43(2): 1-10. [Huang Yunjie, Li Yonggang, Yin Benfeng, et al. Response of nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Syntrichia caninervis* to annual precipitation[J]. Journal of Desert Research, 2023, 43(2): 1-10.]

[22] 段呈, 吴玲, 王绍明, 等. 近30年古尔班通古特沙漠短命植物的时空格局[J]. 生态学报, 2017, 37(8): 2642-2652. [Duan Cheng, Wu Ling, Wang Shaoming, et al. Analysis of spatio-temporal patterns of ephemeral plants in the Gurbantünggüt Desert over the last 30 years[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(8): 2642-2652.]

[23] Liu Y X, Li X, Zhang Q, et al. Simulation of regional temperature and precipitation in the past 50 years and the next 30 years over China[J]. Quaternary International, 2010, 212(1): 57-63.

[24] 周晓兵, 张元明. 干旱半干旱区氮沉降生态效应研究进展[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3835-3845. [Zhou Xiaobing, Zhang Yuanming. Review on the ecological effects of N deposition in arid and semi-arid areas[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3835-3845.]

[25] 覃磊, 郭磊, 张小波, 等. ROS信号对植物抗性的调控作用研究进展[J]. 激光生物学报, 2018, 27(3): 193-198. [Qin Lei, Guo Lei, Zhang Xiaobo, et al. Study progress of ROS signal and its regulations on plant resistance to stresses[J]. Acta Laser Biology Sinica, 2018, 27(3): 193-198.]

[26] 张清航, 张永涛. 植物体内丙二醛(MDA)含量对干旱的响应[J]. 林业勘察设计, 2019, 48(1): 110-112. [Zhang Qinghang, Zhang Yongtao. Study on response to drought stress of MDA content in plants[J]. Forest Investigation Design, 2019, 48(1): 110-112.]

[27] 林选栋, 武文莉, 林丽果, 等. 不同盐胁迫水平下硅对高羊茅幼苗生物量、酶活性和渗透调节物质的影响[J]. 草业科学, 2018, 35(7): 1653-1660. [Lin Xuandong, Wu Wenli, Lin Liguo, et al. Effect of silicon supplies on biomass and antioxidase and osmolytes of tall fescue seedlings under different salt concentration conditions[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(7): 1653-1660.]

[28] 韩冰, 贺超兴, 郭世荣, 等. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下黄瓜幼苗渗透调节物质含量和抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(12): 2492-2497. [Han Bing, He Chaoxing, Guo Shirong, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on osmoregulation substance contents and antioxidant enzyme activities of cucumber seedlings under salt stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(12): 2492-2497.]

[29] 曲波, 陈鲜, 张婷, 等. 入侵植物瘤突苍耳(*Xanthium strumarium*)种子萌发期表型代间传递可塑性研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2019, 50(6): 664- 671. [Qu Bo, Chen Xian, Zhang Ting, et al. Transgenerational phenotype plasticity of invasive plant *Xanthium strumarium* seeds at germination stage[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2019, 50(6): 664-671.]

[30] 师雅鑫, 王泽, 任财, 等. 不同施氮水平下梭梭幼苗对干旱胁迫的生理响应研究[J]. 广东农业科学, 2024, 51(1): 41-50. [Shi Yaxin, Wang Ze, Ren Cai, et al. Physiological response of *Haloxylon ammodendron* seedlings to drought stress under different levels of nitrogen application[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2024, 51(1): 41-50.]

[31] 周萍, 陈志国, 庄丽, 等. 水氮互作对滴灌春小麦渗透调节物及产量的影响[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2013, 31(4): 425-429. [Zhou Ping, Chen Zhiguo, Zhuang Li, et al. Effect of irrigation and nitrogen interaction on osmoregulation substances content and yield of drip irrigation wheat[J]. Journal of Shihezi University(Natural Science), 2013, 31(4): 425-429.]

[32] 褚妍, 任菲, 赵贵林, 等. 渗透胁迫对植物抗氧化酶影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(3): 1300-1302. [Chu Yan, Ren Fei, Zhao Guilin, et al. The research of antioxidant enzymes on plants osmotic stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011, 39(3): 1300-1302.]

[33] 林宇丰, 李魏, 戴良英. 抗氧化酶在植物抗旱过程中的功能研究进展[J]. 作物研究, 2015, 29(3): 326-330. [Lin Yufeng, Li Wei, Dai Liangying. Research progress of antioxidant enzymes functioning in plant drought resistant process[J]. Crop Research, 2015, 29(3): 326-330.]

[34] 吴玲, 李志辉, 吴际友, 等. 干旱胁迫对青冈栎种源叶绿素含量与抗氧化酶活性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(6): 51-55. [Wu Ling, Li Zhihui, Wu Jiyou, et al. Response of drought stress on cholorophyll content and anti-oxydant enzyme of *Cyclobalanopsis glauca* provenance clone seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2017, 37(6): 51-55.]

[35] 许春华, 陈全家, 郭忠军, 等. 两种十字花科短命植物抗旱性分析及其指标研究[J]. 新疆农业大学学报, 2012, 35(2): 107-111. [Xu Chunhua, Chen Quanjia, Gun Zhongjun, et al. A study on the drought-resistant analysis and the indexes of two *Cruciferous* ephemeral elants[J]. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2012, 35(2): 107-111.]

[36] 李海碧, 祝开, 桂意云, 等. 跨代干旱锻炼对甘蔗渗透调节物质、抗氧化酶活性和内源激素含量的影响[J]. 广西糖业, 2023, 43(2): 6-9. [Li Haibi, Zhu Kai, Gui Yiyun, et al. Effects of transgenerational drought exercise on osmoregulatory substances, antioxidant enzyme activities and endogenous hormone contents in sugarcane[J]. Guangxi Sugar Industry, 2023, 43(2): 6-9.]

[37] 马新超, 轩正英, 闵昊哲, 等. 水氮耦合对沙培黄瓜叶片抗氧化酶及水氮利用的影响[J]. 节水灌溉, 2022(7): 58-64. [Ma Xinchao,

Xuan Zhengying, Min Haozhe, et al. Effects of water-nitrogen coupling on antioxidant enzymes and water-nitrogen utilization in sand-cultivated cucumber leaves[J]. Water Saving Irrigation, 2022 (7): 58-64.]

[38] Baker B H, Sultan S E, Lopez-Ichikawa M, et al. Transgenerational effects of parental light environment on progeny competitive performance and lifetime fitness[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 2019, 374(1768): 20180182.

[39] 郭玉双, 李祥羽, 任学良. 植物体内活性氧(ROS)的产生及其作用研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2011(8): 146-148. [Guo Yushuang, Li Xiangyu, Ren Xueliang. Metabolism and functions of reactive oxygen species in plants[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2011(8): 146-148.]

[40] 朱素琴, 何玲艳, 张千千, 等. 植物细胞内ROS的种类及其产生部位[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(34): 16536-16540. [Zhu Suqin, He Lingyan, Zhang Qianqian, et al. Reactive oxygen species and generation sites in plant cell[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2012, 40(34): 16536-16540.]

[41] 杨利, 王波, 李文姣, 等. 干旱胁迫下ROS的产生、清除及信号转导研究进展[J]. 生物技术通报, 2021, 37(4): 194-203. [Yang Li, Wang Bo, Li Wenjiao, et al. Research progress on production, scavenging and signal transduction of ROS under drought stress [J]. Biotechnology Bulletin, 2021, 37(4): 194-203.]

[42] 龚吉蕊, 赵爱芬, 张立新, 等. 干旱胁迫下几种荒漠植物抗氧化能力的比较研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 1570-1577. [Gong Jirui, Zhao Aifen, Zhang Lixin, et al. A comparative study on anti-oxidative ability of several desert plants under drought stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(9): 1570-1577.]

[43] 周恒, 谢彦杰. 植物氧化胁迫信号应答的研究进展[J]. 生物技术通报, 2023, 39(11): 36-43. [Zhou Heng, Xie Yanjie. Recent progress in oxidative stress signaling and response in plants[J]. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(11): 36-43.]

[44] 田艳丽, 种培芳, 陆文涛, 等. 模拟氮沉降和降水变化对红砂(*Reaumuria soongorica*)、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)生理的影响[J]. 中国沙漠, 2021, 41(3): 165-173. [Tian Yanli, Chong Peifang, Lu Wentao, et al. Effects of simulated nitrogen settlement and precipitation changes on physiological characteristics of *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina*[J]. Journal of Desert Research, 2021, 41(3): 165-173.]

[45] 祁伟亮, 孙万仓, 马骊. 活性氧参与调控植物生长发育和胁迫应激响应机理的研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(3): 69-81, 193. [Qi Weiliang, Sun Wancang, Ma Li. Research progress of reactive oxygen species involved in regulating plant growth and development and the mechanisms of stress response[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(3): 69-81, 193.]

Effects of precipitation and nitrogen deposition on transgenerational plasticity in alternate generations of *Erodium oxyrhinchum*

SHA Tao[1,2,3], ZHANG Lingwei[4], LIU Huiliang[2,3,5,6], ZHANG Lan[2,3,5], LU Yuting[2,3,5], ZHOU Xinyu[2,3,5], WEN Xiaohu[2], ZHANG Yuanming[2,3,5]

(1. College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, Xinjiang, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 3. Xinjiang Key Laboratory of Biodiversity Conservation and Application in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830000, Xinjiang, China; 4. College of Life Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, Xinjiang, China; 5. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 6. Xinjiang Field Scientific Observation Research Station of Tianshan Wild Fruit Forest Ecosystem, Yili Botanical Garden, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Xinyuan 835800, Xinjiang, China)

Abstract: Transgenerational plasticity is an effective method to protect offspring from environmental stress, buffering the impact of environmental changes on the offspring by increasing the probability of matching the offspring with the environment and improving the adaptability of the offspring to the environment in which they live. Therefore, this study was conducted to analyze the transgenerational differences in the response of ephemeral plants to climatic factors from the perspective of their physiological and biochemical indexes and to elucidate the effects of climatic factors on the physiological plasticity of desert ephemeral plants in transgenerational periods. For this purpose, we used *Erodium oxyrhinchum*, a dominant species of annual ephemeral plants with rapid growth and development and sensitive response to the environment, in combination with water and nitrogen increase treatments. We also clarified the effect of climatic factors on the physiological plasticity of desert ephemeral plants across generations. Results showed that (1) the water addition treatment significantly increased the soluble sugar (SS) content of two generations of plants, the remaining physiological indexes exhibited transgenerational differences, and the soluble protein (SP), SS, and peroxidase (POD) exhibited transgenerational adaptations under the water addition treatment. (2) The nitrogen enrichment treatment significantly inhibited the production of superoxide dismutase (SOD), POD, catalase (CAT), and malondialdehyde (MDA) in the parental plants and inhibited the production of CAT and reactive oxygen species (ROS) in the offspring plants, and the contents of SP, SOD, and POD exhibited transgenerational adaptations. (3) The water-nitrogen interaction treatment significantly promoted the production of POD, CAT, and ROS in the progeny plants but significantly suppressed the production of SOD. The production of SOD and POD was promoted, and that of CAT, MDA, and ROS was inhibited in offspring plants. SP and POD were spaced-adapted under the water-nitrogen interaction treatment. Overall, precipitation and nitrogen deposition exerted a significant effect on the transgenerational physiological plasticity of *E. oxyrhinchum*, and the physiological and biochemical indexes of *E. oxyrhinchum* exhibited different response differences to the treatment of water increase, nitrogen increase, and water-nitrogen interactions. Increased precipitation and nitrogen deposition in the future may alter the ecological adaptive capacity and strategy of the descendants of *E. oxyrhinchum*, which may in turn alter the future development trend of their populations.

Keywords: precipitation; nitrogen deposition; ephemeral plant; *Erodium oxyrhinchum*; transgenerational physiological plasticity